

刘斯洋, 李颜, 李雨霖, 高威, 胡腾, 陈香碧, 周萍, 郭晓彬, 吴金水. 氧化还原梯度下水稻根区有机碳矿化的碳-铁耦合机制[J]. 土壤学报, 2026,

LIU Siyang, LI Yan, LI Yulin, GAO Wei, HU Teng, CHEN Xiangbi, ZHOU Ping, GUO Xiaobin, WU Jinshui. The Carbon-Iron Coupling Mechanism of Organic Carbon Mineralization in the Rice Root Zone Under Redox Gradients[J]. Acta Pedologica Sinica, 2026,

氧化还原梯度下水稻根区有机碳矿化的碳-铁耦合机制*

刘斯洋^{1,2}, 李颜^{2†}, 李雨霖^{2,3}, 高威², 胡腾^{1†}, 陈香碧², 周萍², 郭晓彬², 吴金水²

(1. 湖南农业大学环境与生态学院, 长沙 410125; 2. 中国科学院亚热带农业生态研究所, 中国科学院长沙农业环境观测站, 长沙 410125; 3. 华中农业大学资源与环境学院, 武汉 430070)

摘要: 稻田土壤碳循环是固碳增汇与地力提升的关键。水稻根区作为碳循环最活跃的区域, 其碳周转过程与土壤氧化还原状态及铁相变化密切相关。但目前氧化还原梯度下铁介导的有机碳矿化过程尚不明确, 碳-铁耦合机制仍有待系统揭示。采用土柱和人工根系建立简化的根际微生态系统, 通过水分调节 (60%土壤饱和含水量、80%土壤饱和含水量、100%土壤饱和含水量、3 cm 淹水) 构建 4 个氧化还原电位梯度, 以 ¹³C 葡萄糖作为模拟根系分泌物, 用以探究不同氧化还原状态下铁相转变对水稻根区总有机碳矿化过程及激发效应的影响。结果表明: (1) 土壤氧化还原电位 (Eh) 降低和外源葡萄糖输入均显著提高了甲烷 (CH₄) 和二氧化碳 (CO₂) 的排放总量; 饱和含水条件下, 输入葡萄糖处理的 CH₄ 的排放增量显著高于 CO₂, 非饱和含水条件下则反之。(2) 有无葡萄糖输入处理中, 土壤可溶性有机碳 (DOC) 含量较培养前整体降低, 但饱和含水条件下的 DOC 芳香度增加。Eh 降低和葡萄糖输入促进了亚铁 (Fe²⁺) 还原和铁结合态有机碳 (Fe-OC) 释放, 且 Fe-OC 含量变化与土壤中铁形态及 CO₂ 释放速率显著相关。(3) 碳循环水解酶和氧化酶活性均受到氧化还原梯度和葡萄糖输入的显著影响。其中, 纤维二糖水解酶活性随 Eh 降低而降低, 并与 CH₄ 和 CO₂ 排放速率之和负相关; 饱和含水处理中的酚氧化酶活性高于非饱和含水处理, 其活性与温室气体排放速率正相关; 葡萄糖输入显著提高了氧化还原相关的酚氧化酶和过氧化氢酶活性。“铁门”和“酶门”机制协同调控了 CH₄ 和 CO₂ 的排放过程。该研究结果可为预测亚热带富铁水稻土中根际碳的积累潜力、优化水分管理以实现稻田固碳减排提供必要参数和科学依据。

关键词: 水稻土; 氧化还原梯度; 根系分泌物; 有机碳矿化; 碳-铁耦合

中图分类号: S153.6 **文献标志码:** A

The Carbon-Iron Coupling Mechanism of Organic Carbon Mineralization in the

*国家自然科学基金项目 (42207051) 和国家重点研发计划项目 (2024YFD1900103, 2024YFD1900104) 资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 42207051), and the National Key Research and Development Program of China (Nos. 2024YFD1900103 and 2024YFD1900104)

†通讯作者 Corresponding author, E-mail: liyan027@isa.ac.cn; huteng_agro@163.com

作者简介: 刘斯洋 (2001—), 女, 湖南娄底人, 硕士研究生, 主要从事稻田土壤碳-铁耦合机制研究。E-mail: 1615539958@qq.com
收稿日期: 2025-07-02; 收到修改稿日期: 2025-12-23; 网络首发日期 (www.cnki.net):

Rice Root Zone Under Redox Gradients

LIU Siyang^{1,2}, LI Yan^{2†}, LI Yulin^{2,3}, GAO Wei², Hu Teng^{1†}, CHEN Xiangbi², ZHOU Ping², GUO Xiaobin², WU Jinshui²

(1. College of Environment and Ecology, Hunan Agricultural University, Changsha 410125, China; 2. Changsha Research Station for Agricultural & Environmental Monitoring, Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academy of Sciences, Changsha 410125, China; 3. College of Resources and Environment, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China)

Abstract: 【Objective】 Carbon cycling in paddy soils is crucial for carbon sequestration and soil fertility enhancement. The rice root zone, being the most active site of this cycle, exhibits carbon turnover processes that are closely linked to soil redox conditions and iron phase transformations. However, the iron-mediated organic carbon mineralization process under redox gradients remains unclear, and the carbon-iron coupling mechanism requires systematic elucidation. 【Method】 In this study, it is established a simplified rhizosphere microcosm system by using soil columns equipped with artificial roots. Four redox potential gradients of the soil column were constructed by adjusting water conditions (60%, 80%, and 100% of soil water saturation capacity, plus 3 cm flooding), and ¹³C-labeled glucose was used as a model root exudate, for investigating the effects of iron phase transformation on total organic carbon mineralization and priming effect in the root zone under different redox states. 【Result】 The results showed that: (1) Both soil Eh reduction and exogenous glucose input significantly increased the cumulative emissions of CH₄ and CO₂. Under water-saturated conditions, the incremental emission of CH₄ was significantly higher than that of CO₂ in the glucose-amended treatments, and vice versa in the unsaturated water content. (2) In both glucose-amended and non-amended treatments, soil dissolved organic carbon (DOC) content generally decreased compared to pre-incubation levels, but the aromaticity of DOC increased under saturated conditions. Eh reduction and glucose input stimulated ferrous iron (Fe²⁺) reduction and iron-associated organic carbon (Fe-OC) release, with Fe-OC content variations showing significant correlations with iron speciation and CO₂ emission rates. (3) The activities of carbon cycle hydrolase and oxidase were significantly affected by the redox gradient and glucose input. Cellobiohydrolase (CBH) activity decreased with decreasing Eh and showed a negative correlation with CH₄+CO₂ emission rates. Moreover, phenol oxidase activity was higher in the saturated water treatments than in the unsaturated water treatments and was positively correlated with the rate of gas emission. Glucose addition significantly increased the activities of phenol oxidase and catalase oxidase. 【Conclusion】 Both the “iron gate” and “enzyme latch” mechanisms synergistically regulated CH₄ and CO₂ emissions. The findings provide critical parameters and a scientific basis for predicting rhizodeposited carbon sequestration potential in subtropical iron-rich paddy soil, and optimizing water management strategies to enhance carbon storage and mitigate greenhouse gas emissions in rice cultivation systems.

Key words: Paddy soil; Redox gradient; Root exudates; Organic carbon mineralization; Coupled carbon - iron

有机碳 (Organic carbon, OC) 对改善土壤结构和保障养分供应具有积极影响, 在维持生态系统功能和农业生产方面至关重要^[1]。作为农田生态系统碳循环的重要组成部分, 稻田土壤整体呈现较大的固碳潜力^[2]。但因其湿地属性和频繁的氧化-还原交替, 稻田土壤, 特别是水稻根区易呈现不同的氧化还原梯度, 使得土壤有机碳 (Soil organic carbon, SOC) 周转过程的复杂度增加, 也是目前认识和理解稻田土壤有机碳循环的重要知识缺口。已有研究表明土壤水分 (氧化还原状态) 的改变会显著影响稻田土壤有机碳的矿化速率及甲烷和二氧化碳等温室气体的累积排放量^[3]。以往普遍认为, 在淹水缺氧条件下土壤微生物活性低, SOC

矿化分解作用受到抑制, SOC 能够得到更好的保存^[4-5]。但近年研究表明, 短期缺氧条件下的甲烷和二氧化碳排放量可能增加, 相较于非饱和含水的好氧环境, 饱和含水土壤中 SOC 的损失量可能更高^[6-7]。植稻过程中, 土壤会经历非饱和含水与饱和含水的不同氧化-还原状态, 其中的有机碳矿化过程及相关作用机制仍存在较大的不确定性。如何通过优化田间水分管理, 提高土壤的碳积累效率, 是实现稻田土壤固碳减排的重要议题。

水稻根系分泌物是水稻土有机碳的重要来源之一。一方面, 根系释放的葡萄糖等小分子碳源易被微生物代谢利用, 在土壤中周转速度快, 并可通过激发效应, 加速土壤中原有有机质(即“老碳”)的丢失^[8]; 另一方面, 小分子碳源进入土壤后可通过配体交换、范德华力、离子间桥等作用与矿物吸附/共沉淀, 从而降低微生物对碳源的可利用度, 使其在土壤中长期保存^[9-10]。其中, 活性铁氧化物结合的有机碳约占土壤总有机碳的 21%^[11]。铁作为土壤中重要的变价元素, 其价态和赋存形态的变化与有机质的稳定和封存密切相关。最新研究指出, 土壤中的铁氧化物除作为吸附载体外, 当外部环境条件改变(如水分和养分变化)时, 还可作为化学反应物和催化剂, 驱动有机物质(Organic matter, OM)的分解矿化^[9-12]。这也表明以往关于土壤活性矿物对有机碳起保护作用的认知可能过于单一。我国亚热带区域作为水稻的主产区, 土壤铁氧化物含量丰富, 明确不同氧化还原状态和根系分泌物输入条件下水稻土有机碳的矿化过程及机理对我国区域碳平衡意义重大。

此外, 土壤微生物也可通过分泌胞外酶影响 OC 的周转过程, 且该过程受土壤水分的调控^[13]。当水分含量减少时, 土壤孔隙中的氧气含量增加, 酚氧化酶活性升高, 促进了土壤中对水解酶具有毒性的酚类化合物降解, 进而可提升土壤中的水解酶活性^[5]。基于酚氧化酶活性对有机碳保存的“酶门”效应, 前人提出了“酶门”机制^[5]。需指出的是, 近年多项研究发现, 土壤含水量/水位下降对 SOC 矿化的影响可能存在正效应、中性效应和负效应^[14-15], 这表明水分含量减少过程中可能存在其他竞争性或混杂性的机制来调控 SOC 周转。与“酶门”理论相对, 研究人员提出了以亚铁氧化为核心的“铁门”机制, 该机制指出 Fe^{2+} 氧化(向 Fe^{3+} 转化)可抑制酚氧化酶活性、促进芳香族化合物的积累及 Fe-OC 络合, 从而抑制了水解酶的活性和有机碳矿化^[14-16]。但是“铁门”与“酶门”机制的环境适应性及两者之间的关系尚未明确, 不同土壤中两者可能存在协同、竞争等不同的相互作用方式^[17]。亚热带典型富铁的水稻土中, 不同氧化还原梯度下“铁门”与“酶门”如何调控根区土壤的矿化过程, 有待进一步明确。

基于此, 本研究从水稻土氧化还原状态的异质性出发, 通过土柱和人工根系构建简化的土壤-植物-微生物根际微生态系统, 结合温室气体排放监测、土壤理化及酶活性测定, 以期探明: (1) 氧化还原梯度和根系分泌物输入对土壤有机碳矿化及激发效应的影响; (2) 氧化还原梯度下土壤有机碳、铁形态及酶活性的响应特征; (3) “铁门”和“酶门”机制在有机碳矿化过程中的贡献。以期为准评估和预测亚热带富铁水稻土中根际碳的积累潜力、优化水分管理以实现稻田固碳减排提供必要参数和科学依据。

1 材料与方法

1.1 供试土壤

供试土壤采自湖南省长沙县开慧镇(28°31'48"N, 113°18'36"E), 海拔 92.2 m, 为花岗岩母质发育的典型红壤性富铁水稻土。该地区属中亚热带湿润季风气候, 年平均气温 17.5 °C, 年均降水量约 1 300 mm。于 2023 年 4 月初采集休闲季耕层土壤(0~20 cm), 除去植物残体、石块等可见杂质, 留取部分土样用于土壤基本理化性质测定, 其余土壤于室内自然风干后研磨过 2 mm 筛备用。供试土壤的基本理化性质如下: pH5.46, SOC18.86 g·kg⁻¹, 全氮 1.86

$\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 全磷 $0.41 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, 土壤全铁 $31.92 \text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$; 黏粒、粉粒、砂粒的含量分别为 27.8、581.5、390.7 $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。

1.2 培养装置

本研究通过土柱和人工根系构建了简化的植物-土壤-微生物根际微生态系统, 具体装置如图 1 所示。主体结构由一个长 30 cm、内径宽 8 cm 的聚氯乙烯 (PVC) 管组成, 上下各配有一个 PVC 盖子。于上盖的正中央打孔, 用于插入微型半透膜管 (长 10 cm、外径 2.5 mm, 购于 Soilmoisture Equipment Corp, 美国) 作为模拟根系, 模拟根系顶端与土面齐平, 上用连接头连接塑料导管, 末端接过滤器 ($0.22 \mu\text{m}$) 和注射器, 用以向土壤中注射模拟根系分泌物。上盖另设有一个采气孔和一个氧化还原电位 (Eh) 计插入孔; 下盖中央设有排水孔。柱中填土深 20 cm, 用硅胶密封所有漏气处。

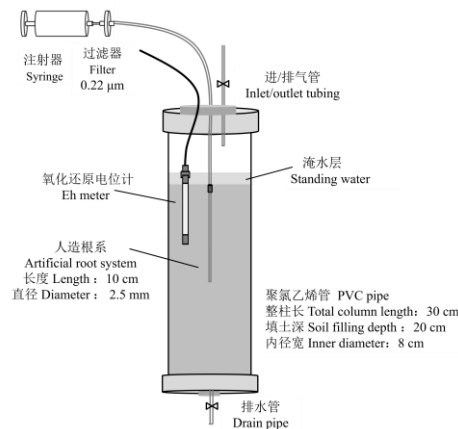


图 1 人造根系培养系统装置

Fig. 1 Schematic diagram of the artificial root culture system device

1.3 试验设计

本研究设置根系分泌物和氧化还原梯度 (水分条件) 的双因素正交试验。采用 ^{13}C 标记的葡萄糖 (^{13}C 99% atom) 作为模拟根系分泌物, 并设置通入等体积纯水的处理作为对照 (CK); 氧化还原梯度通过调节土壤含水量实现, 设置 4 个水分梯度: (1) 土壤饱和含水量的 60%, 60%SWC; (2) 饱和含水量的 80%, 80%SWC; (3) 饱和含水量的 100%, 100%SWC; (4) 3 cm 淹水, 3 F。

根据田间实测容重将干土填入培养装置, 并按比例加入纯水, 混合均匀, 以获得不同水分含量梯度的土柱。所有土柱在调节到对应含水量后, 均进行预培养, 并实时监测其 Eh 变化。预培养 40 d 后, 各含水率土柱中的 Eh 基本达到稳定, 并形成明显的 Eh 梯度 (计此时为 0 时刻, 见图 2)。随后用注射器以 $83 \mu\text{mol}\cdot\text{mL}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ (以 C 计) 的速率向模拟根系中通入 ^{13}C 标记的葡萄糖溶液, 连续输入 20 d, 共计通入 1 660 $\mu\text{mol C}$, 以模拟水稻生育季中根际分泌最旺盛时期的根际沉积碳输入量^[18-19]。

各处理均设置 12 个重复, 分别用于矿化和转化试验, 各重复置于 25°C 的黑暗、恒温条件下进行培养。其中, 于矿化试验培养的第 1、3、7、14、20、23、27、34、46、60、80 天采集顶空气体。每次采气前先用橡胶塞将所有气孔密封, 用一次性针管注射器每隔 15 min 采集顶空气体 30 mL, 共采 3 管气体, 用于计算 CH_4 和 CO_2 的排放速率和累计排放量。采气结束后, 拔除橡胶塞, 将装置放回培养箱中继续培养。转化试验则分别于培养的第 1、20 和 80 天进行破坏性采样, 以测定土壤理化性质及酶活性等指标。

1.4 指标测定

土壤 Eh 采用 Eh 计 (DKK-TOA DM-32P, 日本) 原位实时监测。CH₄ 和 CO₂ 气体浓度用气相色谱仪 (Agilent GC 7890 A, 美国) 测定; ¹³C-CO₂ 和 ¹³C-CH₄ 丰度使用稳定性同位素质谱仪 (Thermo Scientific MAT 253, 美国) 进行测定。土壤本底碳和外源葡萄糖的 CH₄-C 或 CO₂-C 矿化量计算公式^[20]如下:

$$C_{\text{SOM}} = C_{\text{T}} \times (\text{atom}\% \text{ } ^{13}\text{C}_{\text{T}} - \text{atom}\% \text{ } ^{13}\text{C}_{\text{S}}) / (\text{atom}\% \text{ } ^{13}\text{C}_{\text{SOM}} - \text{atom}\% \text{ } ^{13}\text{C}_{\text{S}}) \quad (1)$$

$$C_{\text{S}} = C_{\text{T}} - C_{\text{SOM}} \quad (2)$$

式中, C_{SOM} 为土壤本底有机碳的矿化量, $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$; C_{T} 为各处理上机测定的总有机碳矿化量, $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$; C_{S} 为外源碳 (¹³C-葡萄糖) 的矿化量, $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$; $\text{atom}\% \text{ } ^{13}\text{C}_{\text{T}}$ 为各处理中 CH₄ 或 CO₂ 的总 $\text{atom}\% \text{ } ^{13}\text{C}$ 值; $\text{atom}\% \text{ } ^{13}\text{C}_{\text{S}}$ 为 ¹³C-葡萄糖的 $\text{atom}\% \text{ } ^{13}\text{C}$ 值; $\text{atom}\% \text{ } ^{13}\text{C}_{\text{SOM}}$ 为土壤原有机碳矿化的 $\text{atom}\% \text{ } ^{13}\text{C}$ 值。

土壤激发效应 (PE) 的计算公式:

$$\text{PE} = C_{\text{SOM, s}} - C_{\text{SOM, c}} \quad (3)$$

式中, $C_{\text{SOM, s}}$ 表示添加模拟根系分泌物处理中来自土壤原有有机碳的 CO₂-C 矿化量, $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$; $C_{\text{SOM, c}}$ 表示纯水对照处理中来自土壤原有有机碳的 CO₂-C 矿化量, $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。CH₄ 的激发效应的计算方法同上。

鲜土经 0.05 mol·L⁻¹ K₂SO₄ 溶液提取后, 采用有机碳分析仪 (岛津 Vwp, 日本) 测定 DOC 浓度, 并用紫外可见分光光度计 (shimadzu UV2600, 日本) 测定 DOC 在 254 nm 处的吸光值用以计算 SUVA₂₅₄。SUVA₂₅₄ 的计算公式^[21]如下:

$$\text{SUVA}_{254} = (A_{254} / C_{\text{DOC}}) \times 100 \quad (4)$$

式中, A_{254} 为波长 254 nm 处的紫外吸收值; C_{DOC} 为 DOC 浓度, $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 。SUVA₂₅₄ 可用于指示 DOC 中芳香性化合物和疏水组分的相对含量, 其数值越高表示有机质芳香度越高。

土壤 Fe²⁺、Fe³⁺ 采用邻菲罗啉显色法测定。铁结合态有机碳 (Fe-OC) 的含量根据 Lalonde 等^[11]的方法计算, 具体公式如下:

$$\text{Fe-OC} = \text{SOC}_{\text{NaCl}} - \text{SOC}_{\text{DCB}} \quad (5)$$

式中, SOC_{NaCl} 和 SOC_{DCB} 分别为采用与 DCB (连二亚硫酸钠-柠檬酸钠-碳酸氢钠) 溶液等离子强度的 NaCl 溶液提取后和采用 DCB 溶液提取后的土壤残留物中 SOC 的浓度, $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。SOC 使用碳氮分析仪 (Elementar Various MAX cube, 德国) 进行测定。

土壤碳循环相关的水解酶 β -1, 4-葡萄糖苷酶 (BG) 和纤维二糖水解酶 (CBH), 氧化还原相关的酚氧化酶 (PO) 活性和过氧化氢酶 (CAT) 活性均采用微孔酶标板荧光法测定^[22-23]。水解酶测定步骤为: 称取 0.5 g 鲜土至 1 L 烧杯中, 加入 60 mL 乙酸钠缓冲液后搅拌均匀备用, 随后用排枪向黑色 96 微孔板中依次加入 200 μL 配置好的土壤悬液和 50 μL 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 酶底物 (4-MUB- β -D-吡喃葡萄糖苷、4-MUB- β -D-纤维二糖苷)。同时设置对应酶标线板。待加样结束后, 置于 25 $^{\circ}\text{C}$ 恒温培养箱遮光培养 3 h。培养结束后立刻加入 10 μL 1 mol·L⁻¹ NaOH 终止反应, 再用多功能酶标仪 (TECAN Infinite M200PRO, 德国) 在激发波长 365 nm 和发射波长 450 nm 条件下测定荧光值。酚氧化酶和过氧化氢酶活性测定中土壤悬浊液制备方法同前, 后使用八通道移液枪分别向白色透明 96 微孔酶标板中加入 200 μL 的土壤悬液和 50 μL 的酶底物 (L-DOPA), 同一样品加两份酶标板, 其中一份制版中额外添加 10 μL 0.088 mol·L⁻¹ 的 H₂O₂ 溶液。两份制版均于 25 $^{\circ}\text{C}$ 恒温培养箱黑暗条件培养 24 h, 于波长 460 nm 条件下测定吸光值。其中, 酚氧化酶活性根据未添加 H₂O₂ 溶液的制版结果计算, 主要反映氧化酚类物质的酶活性; CAT 活性根据两个制版的差值结果计算。本文酶活性测定结果仅反映特定实验条件下的粗略潜力, 并非完全代表原位氧化还原状态下的实际活性。

1.5 数据分析

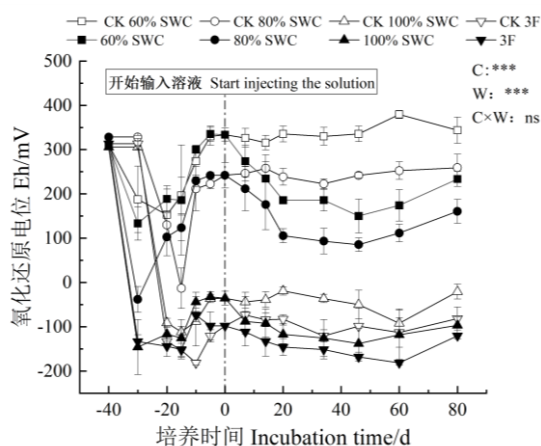
分别利用 Excel 2018、SAS 9.4 和 Origin 2016 进行数据处理、统计分析和图表制作。使用单因素和双因素方差分析 (ANOVA) 结合最小显著差异性检验 (LSD) 进行数据多重比较 ($P < 0.05$)。通过皮尔逊 (Pearson) 相关性分析建立 CH_4 和 CO_2 排放与土壤理化性质及酶活性之间的关联性。采用 R 4.4.3 “Random Forest” 进行随机森林模型计算。

2 结果

2.1 土壤氧化还原梯度构建及其变化

不同水分条件下, 通入纯水和模拟根系分泌物处理的土壤 Eh 变化如图 2 所示。0 时刻 (预培养结束) 时, 不同水分含量土柱的 Eh 呈现明显梯度分异, Eh 呈现以下趋势: $60\% \text{SWC} > 80\% \text{SWC} > 100\% \text{SWC} > 3\text{F}$ 。

0~80 d, 土壤 Eh 随含水率的增加而递减。纯水对照处理中, 土壤含水率从低到高的平均 Eh 分别为 337.44、245.10、-42.02、-94.08 mV; 通入葡萄糖处理的 Eh 则分别为 221.45、148.31、-101.41、-138.78 mV, 较之对应含水量的对照处理皆有不同程度下降。通入葡萄糖的处理中, 随着培养时间增加, 土壤 Eh 呈现先下降后上升的趋势, 且在 60%SWC、80%SWC 含水量下更为明显; 纯水对照处理的 Eh 则基本趋于平稳。



注: CK 60%SWC、CK 80%SWC、CK 100%SWC、CK 3F 分别表示水分含量为 60%土壤饱和含水量、80%土壤饱和含水量、100%土壤饱和含水量、3 cm 淹水的对照 (纯水) 处理; 60%SWC、80%SWC、100%SWC、3F 分别表示水分含量为 60%土壤饱和含水量、80%土壤饱和含水量、100%土壤饱和含水量、3 cm 淹水的通入葡萄糖处理; C, 葡萄糖输入; W, 含水量; C×W, 葡萄糖输入与含水量的交互作用; *, **和***分别代表显著性水平 $P < 0.05$ 、 $P < 0.01$ 和 $P < 0.001$, ns 表示不显著 ($P > 0.05$)。下同。横坐标的 0 表示预培养结束的时间; 横坐标的负数表示预培养的时间。Note: CK 60%SWC, CK 80%SWC, CK 100%SWC, CK 3F represent control treatment (water) with soil water content maintained at 60% of soil water holding capacity, 80% of soil water holding capacity, 100% of soil water holding capacity, 3 cm flooding, respectively; 60%SWC, 80%SWC, 100%SWC, 3F, glucose addition treatment with soil water content maintained at 60% of soil water holding capacity, 80% of soil water holding capacity, 100% of soil water holding capacity and 3 cm flooding, respectively. C, glucose input; W, water content; C×W, interaction between glucose input and water content; *, ** and *** represent significance levels of $P < 0.05$, $P < 0.01$ and $P < 0.001$, respectively; ns indicates no significance ($P > 0.05$). The same below. The 0 on the horizontal axis indicates the end of the pre-incubation period; negative values on the horizontal axis represent the duration of the pre-incubation.

图 2 土壤氧化还原电位变化趋势

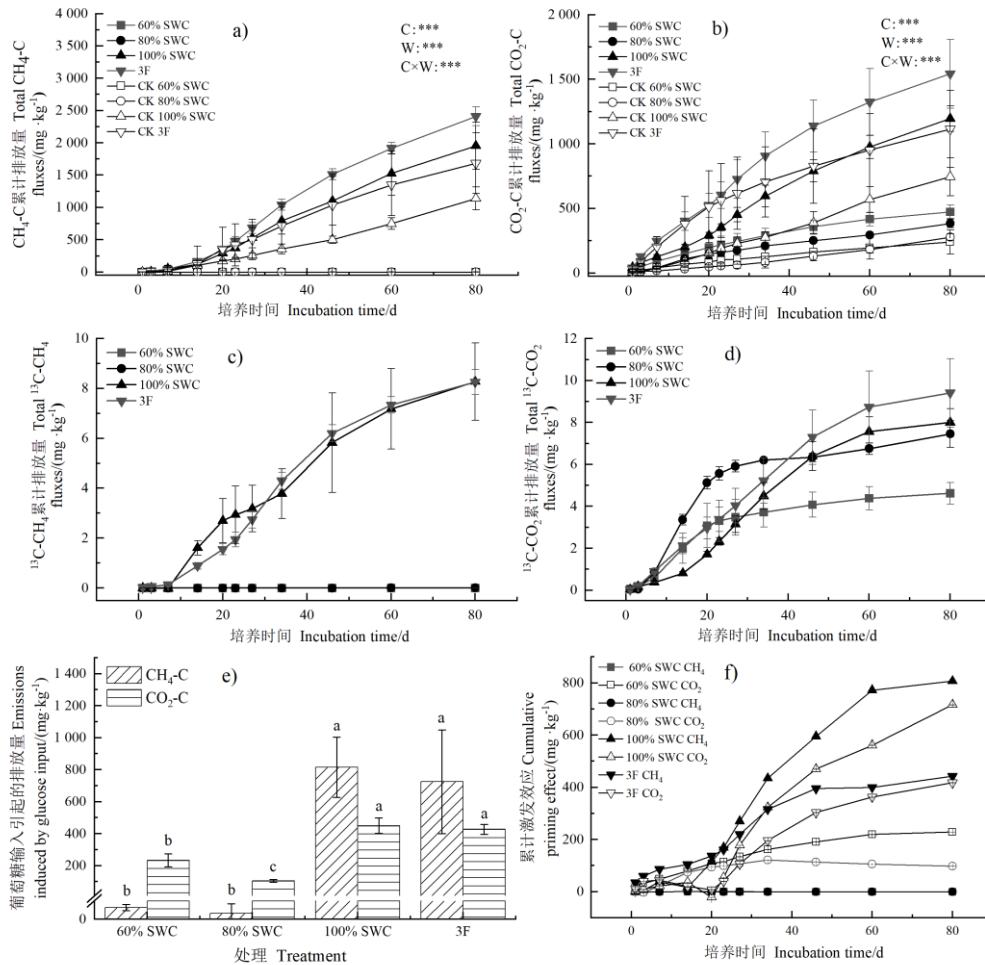
Fig. 2 Changes in soil redox potential

2.2 氧化还原梯度下甲烷和二氧化碳的排放特征

土壤含水量 (Eh 梯度) 和葡萄糖添加及其交互作用对总 CH_4 和 CO_2 的累计矿化量均有极显著影响 ($P < 0.001$) (图 3)。在 0~80 d 的培养周期内, 各处理中 CH_4 和 CO_2 的累计矿化量均随培养时间延长而增加, 且 CH_4 累计排放量受土壤氧化还原梯度的影响较大 (图 3)。纯水对照处理中, 非饱和含水量条件下 (60%SWC、80%SWC) CH_4 在培养第 80 天时的累计排放量仅为 1.44 和 1.16 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ (以 C 计, 下同), 二者的 CH_4 排放量极低, 累计排放曲线几乎重合 (图 3a); 而饱和含水量条件下 CH_4 累计排放量迅速增加, 在 100%SWC 和 3F 处理中排放量可达 1 138 和 1 685 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。 CO_2 的累计排放量也呈现饱和含水处理高于非饱和含水处理的趋势; 非饱和含水量条件下的 CO_2 累计矿化量相近, 不同培养时期的矿化速率均较低。

外源葡萄糖输入可显著改变各 Eh 梯度土柱的总 CH_4 和 CO_2 矿化速率及累计矿化量 (图 3)。0~20 d 通入葡萄糖时, 各处理的矿化速率较之纯水对照有小幅提升; 停止通入葡萄糖后 (20~80 d), 饱和含水量处理 (100% SWC、3 F) 的 CH_4 和 CO_2 矿化速率迅速增加, 在约第 34 天后逐渐放缓。相较于纯水对照, 通入模拟根系分泌物使 100% SWC 和 3 F 处理中的 CH_4 累计矿化量分别增加 83% 和 37%; 但非饱和含水量土柱中产生的 CH_4 量极低, 且随培养时间无显著变化, 外源碳输入对该含水量处理下的 CH_4 排放量影响显著小于饱和含水量处理 (图 3a 和图 3e)。不同 Eh 梯度土柱中, 通入葡萄糖处理的 CO_2 累计矿化量均高于同含水率下的纯水对照处理。饱和含水量条件下, 葡萄糖输入后 CO_2 的累计矿化增加量低于 CH_4 , 但非饱和条件下反之。

通入外源碳处理中, 葡萄糖来源碳 (^{13}C) 的矿化量远小于土壤本底碳的矿化量 (图 3c 和图 3d)。进一步计算激发效应发现, 非饱和含水量处理中外源葡萄糖输入对 CH_4 基本未产生激发效应; 而 100%SWC 和 3 F 处理的 CH_4 累计激发效应均呈先缓慢增加、20 d 后迅速抬升、而后逐渐平稳的趋势。 CO_2 在 80 d 时的累计激发效应大小表现为: 80%SWC < 60%SWC < 3F < 100%SWC, 其中, 60%SWC 和 80%SWC 在整个培养周期内均为正激发效应, 100%SWC 和 3F 处理则在 20 d 时达到激发效应的最低点, 而后逐渐上升, 并随着培养时间的增加逐渐平缓 (图 3f)。



注: 同种气体不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。Note: For the same gas type, different lowercase letters indicate significant differences among treatments ($P < 0.05$).

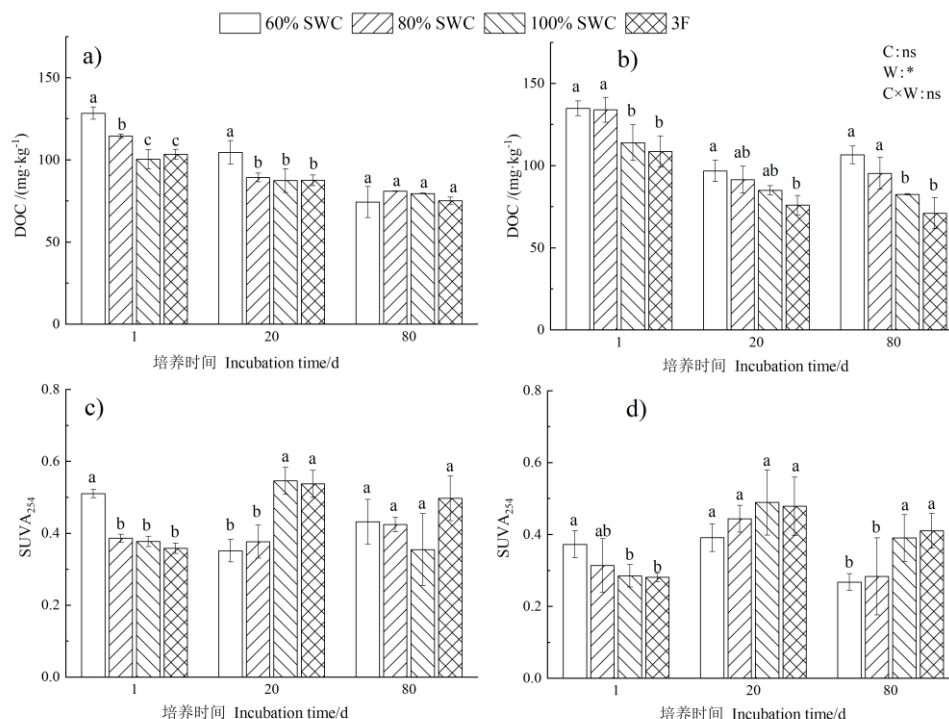
图 3 土壤氧化还原梯度下 CH₄、CO₂ 和 ¹³CH₄、¹³CO₂ 的累计排放量 (a~d)、葡萄糖输入引起的 CH₄ 和 CO₂ 排放量 (e) 和激发效应 (f)

Fig. 3 Total fluxes of CH₄, CO₂, ¹³CH₄, and ¹³CO₂ under soil redox gradients (a-d) and CH₄, CO₂ emissions induced by glucose input (e) and priming effect (f)

2.3 氧化还原梯度下土壤可溶性碳及铁形态的变化特征

土壤 DOC 含量受土壤水分的显著影响 ($P < 0.05$) (图 4)。在试验初期 (1 d), 有无外源葡萄糖输入处理中, 饱和含水量 (100%SWC 和 3F) 下的 DOC 含量低于非饱和含水处理 (60%SWC 和 80%SWC)。培养结束时 (80 d), 纯水对照处理各水分条件下 DOC 含量无显著差异, 葡萄糖输入处理中则呈现饱和含水量处理低于非饱和含水处理的趋势 (图 4a 和图 4b)。此外, 对照处理中, 所有水分处理 DOC 含量均随着培养时间的增加而递减 (图 4a), 相较于初始值, 80 d 时四个氧化还原梯度处理的 DOC 平均含量降低了 30.56%。而输入葡萄糖作为外源碳的处理中, 氧化还原梯度处理的 DOC 平均含量呈现先下降后略微上升的趋势。

SUVA₂₅₄ 可用于指示 DOC 的芳香化程度, SUVA₂₅₄ 值越大, DOC 芳香化程度越高。培养第 1 天时, 有无碳源输入处理的 SUVA₂₅₄ 值均随 Eh 的降低而降低; 第 20 天时对照处理呈现饱和含水量处理高于非饱和含水处理的趋势; 第 80 天时, 对照处理中各含水量间无显著差异, 而葡萄糖处理中 100%SWC 和 3 F 的 DOC 芳香度显著高于 60%SWC 和 80%SWC (图 4c, 图 4d)。



注：不同小写字母表示相同时间不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)。下同。Note: Different lowercase letters indicate statistically significant differences between treatments at the same time point ($P < 0.05$). The same below.

图4 土壤可溶性有机碳 (DOC) 含量及芳香度 (SUVA₂₅₄) 的变化 (a、c 为不加葡萄糖的对照处理, b、d 为添加葡萄糖处理)

Fig. 4 Changes in soil dissolved organic carbon (DOC) content and organic carbon aromaticity (SUVA₂₅₄) (a, c correspond to control treatments without glucose addition, b, d correspond to treatments with glucose addition)

葡萄糖添加、土壤水分和二者交互均对 Fe^{2+} 有显著影响 (图 5)。纯水对照和葡萄糖处理中, 各培养时期土壤中的 Fe^{2+} 含量总体上均随 Eh 的降低而增加; 除第 1 天外, 3 F 处理在各个培养时期均显著高于其他含水量处理 (图 5a 和图 5b)。葡萄糖输入总体上增加了各水分处理的 Fe^{2+} 含量, 在 80 d 时 3 F 处理的 Fe^{2+} 增量最大。不同培养时期各处理的 Fe^{3+} 含量波动较大, 但在通入葡萄糖处理中, 培养前期 (0~20 d) Fe^{3+} 的平均值高于对应纯水对照处理, 80 d 时则相反。100%SWC 处理的 Fe^{3+} 含量随培养周期的变化均较小。

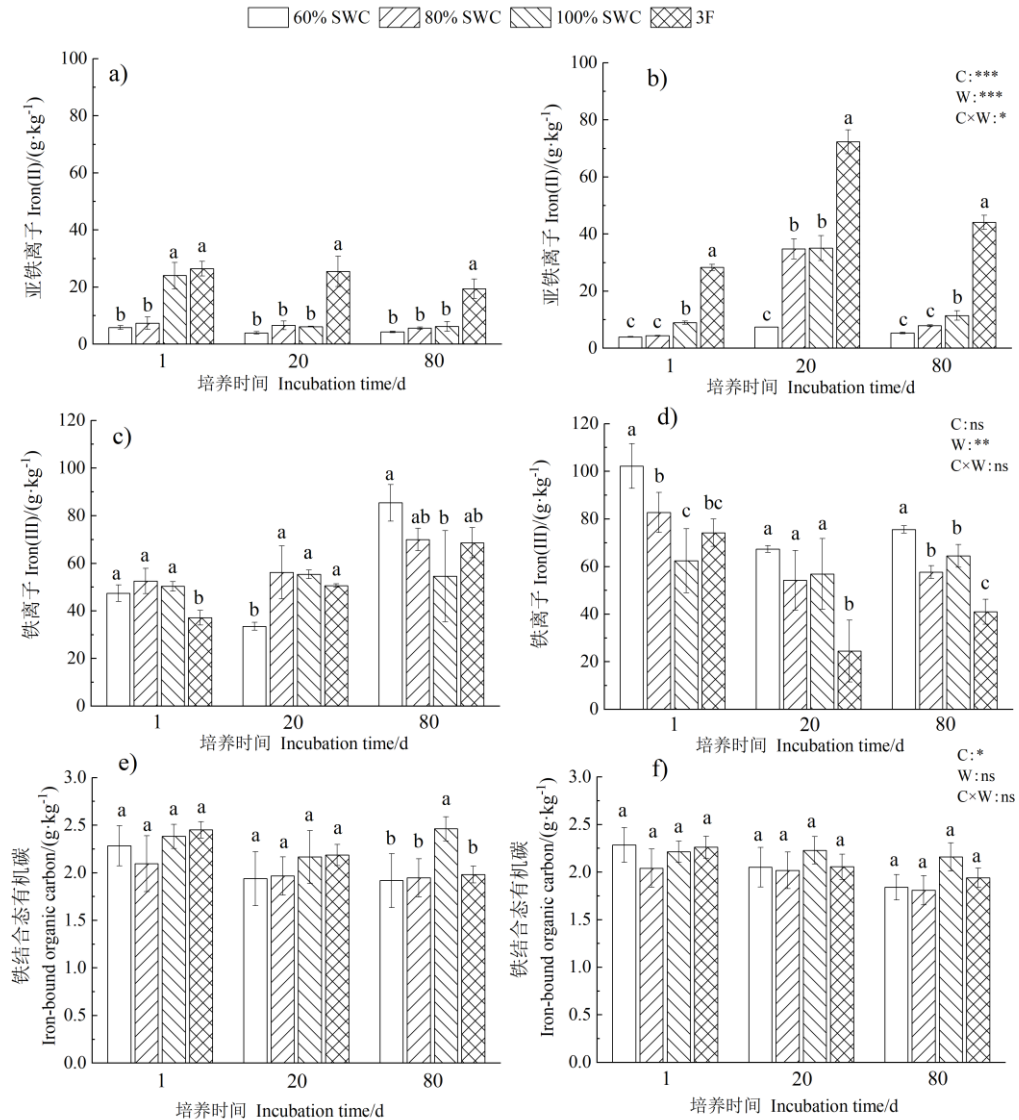


图5 土壤二价铁及铁结合态碳的变化趋势 (a、c、e 为不加葡萄糖的对照处理, b、d、f 为添加葡萄糖处理)

Fig. 5 Changes of soil iron(II), iron(III) and iron-bound organic carbon content (a, c, e, correspond to control treatments without glucose addition, b, d, f, correspond to treatments with glucose addition.)

有、无模拟根系分泌物处理中,各时期非饱和和含水量条件下的平均铁结合态有机碳 (Fe-OC) 含量小于 100%SWC 和 3F 处理的均值 (图 5e, 图 5f)。其中培养初期 (1 d), 不同氧化还原梯度处理的土壤 Fe-OC 含量在对照和葡萄糖处理中变化趋势一致; 培养至 20 d 时, 各含水量土壤间的 Fe-OC 含量差异不显著; 第 80 天时, 对照处理下 100 %SWC 处理的 Fe-OC 含量显著高于其他三个含水量处理。

2.4 氧化还原梯度下的土壤酶活性

对于碳循环相关的水解酶而言, CBH 和 BG 活性均与土壤含水量 (氧化还原状态) 呈极显著相关 (图 6)。在有、无葡萄糖输入条件下, CBH 活性整体 (对照处理 100%SWC 含水量除外) 随含水量增加呈下降趋势, 且在葡萄糖输入处理中该趋势更为明显。80 d 时, 通入葡萄糖后不同含水量处理的 CBH 活性较第 1 天均有不同程度的下降 (图 6a, 图 6b)。BG 活性随氧化还原梯度变化的趋势不明显, 但在通入外源葡萄糖处理中, BG 活性在 20 d 和 80 d 时均整体高于相应的纯水对照处理。

分析氧化酶活性可知, PO 和 CAT 均受氧化还原梯度和外源碳输入的影响显著(图 6)。其中, PO 活性在对照处理的培养后期和葡萄糖输入处理的整个培养周期中均呈现饱和含水处理高于非饱和含水处理的趋势(图 6e 和图 6f); 20 d 时葡萄糖输入处理中的 PO 活性较之初始培养阶段明显升高, 80 d 时有所下降。CAT 活性则在各培养时期中整体呈现出葡萄糖处理高于纯水对照处理的趋势, 且在第 20 天和 80 天时增幅更为明显。

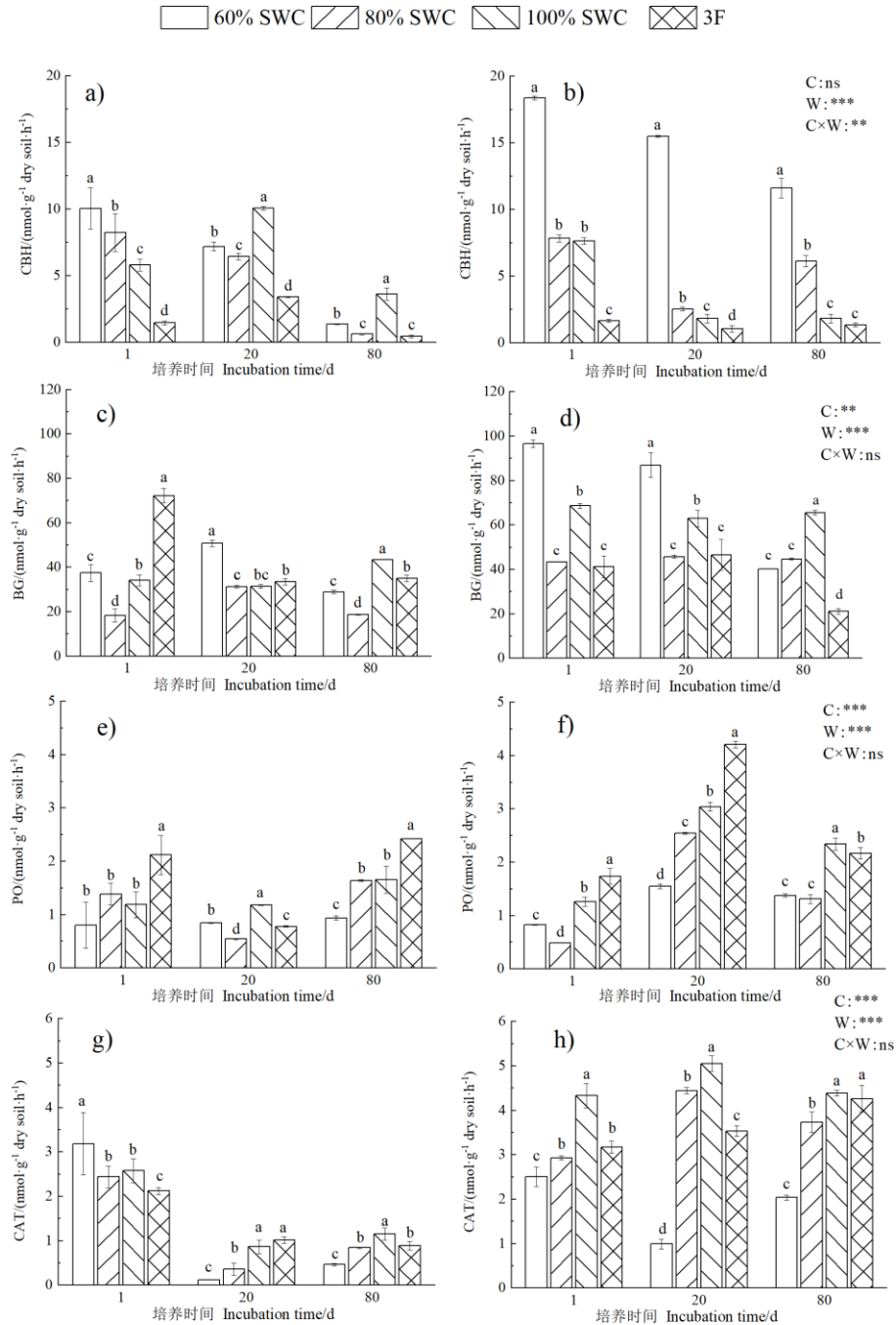


图 6 土壤中纤维二糖水解酶 (CBH)、 β -1,4-葡萄糖苷酶 (BG)、酚氧化酶 (PO) 及过氧化氢酶 (CAT) 活性 (a、c、e、g 为不加葡萄糖的对照处理, b、d、f、h 为添加葡萄糖处理)

Fig. 6 The activities of cellobiohydrolase (CBH), β -1,4-glucosidase (BG), phenol oxidase (PO), and catalase (CAT) (a, c, e, g correspond to control treatments without glucose addition, b, d, f, h correspond to treatments with glucose addition)

3 讨论

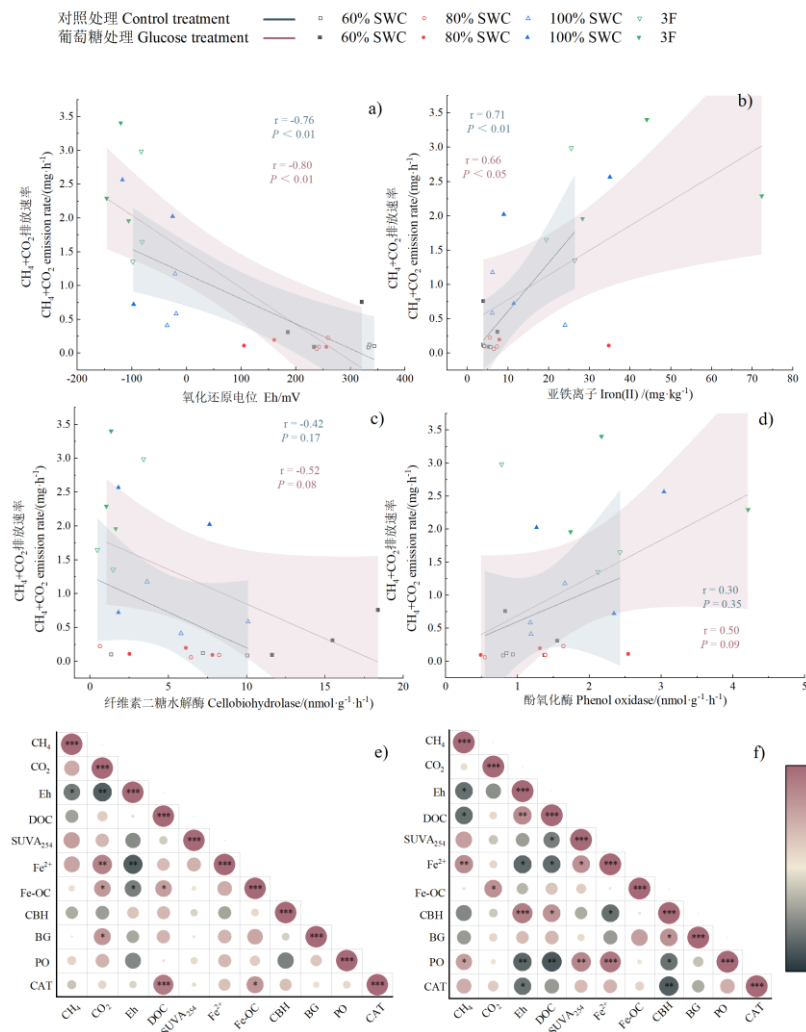
3.1 CH₄ 和 CO₂ 的排放速率与土壤理化性质及酶活性的关系

土壤水分可通过改变土壤氧化还原状态影响稻田温室气体排放。本研究中, CH₄ 和 CO₂ 的排放速率之和与土壤 Eh 显著负相关, 与 Fe²⁺ 含量显著正相关 (图 7a, 图 7b), 表明缺氧条件下 (如饱和淹水处理) 铁还原过程可能驱动有机碳的分解, 并加速其矿化过程。这与 Liu 等^[7]的发现类似, 即周期性缺氧条件下, 铁还原作用使得土壤有机碳分解加强, 且贡献了高达 90% 的 CO₂ 产气量。由于水分条件变化引起的氧化还原波动与铁 (氢) 氧化物形态转化密切相关, 以往研究中关于碳-铁耦合过程对氧化还原状态的响应, 存在一定矛盾性的结论。一方面, 淹水厌氧环境可能使得铁氧化物还原溶解, 部分铁结合态有机碳释放至溶液中, 提高了微生物的底物可用性, 进而促进 CO₂ 生成^[7-14]。另一方面, 厌氧条件下部分晶型铁向弱晶型铁转化, 使得铁氢氧化物的比表面积和吸附位点增加, 其对有机碳的吸附固定作用加强, 且该条件下微生物活性较弱, 有机碳的矿化速率减慢^[24]。本研究中, 除 100%SWC 处理外, 其他氧化还原条件下, Fe-OC 含量整体随培养时间延长而降低 (图 5), 且其含量变化与 CO₂ 释放速率显著相关 (图 7e, 图 7f), 这指示了铁作为维持微生物呼吸的末端电子受体作用^[6-7], 也表明稻田碳-铁耦合是一个复杂且随时空变化的过程。尽管铁矿物结合态有机质常被视为稳定有机碳组分^[9-25], 其损失充分证明了在富铁水稻土中, 饱和淹水的缺氧环境可在一定程度上破坏铁结合态有机碳的稳定性。但铁结合态有机碳的释放, 并不一定引起土壤中 DOC 的增加。本研究中, 在培养初期 (1 d), DOC 浓度主要受到土壤含水量的影响, 表现出“稀释”效应, 即随含水量升高而降低, 但随着培养进行, DOC 浓度与含水量之间的负相关关系减弱 (图 4a)。相关性热图结果 (图 7e, 图 7f) 显示 DOC 与酶活性、Fe-OC、亚铁含量等指标显著相关, 表明培养期间微生物代谢利用、有机碳矿化、矿物吸附-解吸等过程的影响显著增强。其中, 淹水还原条件促进 Fe²⁺ 生成和 OC 释放 (图 5), 这部分释放的 DOC 可能迅速被微生物利用, 使得 DOC 含量持续下降和有机碳矿化量增加 (图 3a, 图 3b, 图 4a, 图 4b)。此外, 碳循环水解酶和氧化酶活性均受到土壤水分的显著影响 (图 6), 其中 CBH 酶活性整体随 Eh 降低而降低, 并与温室气体排放速率呈负相关关系; 酚氧化酶活性则呈现饱和含水条件下的酶活性高于非饱和含水条件的趋势, 且与气体排放速率正相关 (图 6, 图 8)。这表明淹水缺氧条件下, 尽管水解酶活性受到抑制, 氧化酶活性的升高有助于提高 CH₄ 和 CO₂ 的排放速率。

根系分泌物中, 葡萄糖等单糖类物质也可影响土壤的理化性质和酶活性, 进而改变 CH₄ 和 CO₂ 的排放速率。较之纯水对照, 葡萄糖输入降低了土壤 Eh, 促进 Fe²⁺ 的产生, 并提高温室气体的排放速率 (图 2, 图 5 和图 7)。这可能是由于小分子碳源可作为电子穿梭体, 加速了电子转移和铁还原过程, 在一定程度上抵消了铁对有机碳的保护作用, 使得土壤有机碳矿化速率增加^[26]。Yin 等^[27]发现外源碳的投入促进了亚热带稻田土壤中 Fe³⁺ 向 Fe²⁺ 转化, 且土壤 Fe²⁺ 浓度与 CH₄、CO₂ 排放呈正相关, 这与本研究中观察到的结果 (图 7b) 一致。此外, 本文中外源碳的输入在短期内补充了微生物可利用碳源, 但由于输入量相对较小, 对 DOC 浓度的直接影响有限 (图 4a, 图 4b), 更多的是通过影响微生物对碳源的利用偏好来影响有机碳矿化。激发效应计算的结果 (图 3f) 表明, 葡萄糖输入引起的温室气体总矿化量的增加主要来源于本底碳的矿化释放, 且饱和含水处理中总激发效应更为显著。但不同处理中, 各时期的激发效应存在差异。培养 20 d 时, 100% 饱和含水处理中观察到了负激发效应, 表明外源葡萄糖的输入可能迅速激活微生物, 由于部分微生物种群对模拟根系分泌物存在显著的利用偏好, 这种“首选碳源”的可得性, 暂时降低了微生物对本底有机碳的分解强度, 从而引发了负激发效应^[28]; 20 d 后, 随着外源碳停止输入, 易利用碳源被耗尽后, 微生物群

落为维持其代谢需求,转而加速分解土壤中固有的、更为复杂的有机碳^[29],负激发效应随之转变为正激发效应。

就酶活性而言, CBH 的核心功能为催化结构复杂的多糖水解^[30],对比有无葡萄糖输入处理, CBH 活性均与 CH₄ 和 CO₂ 的排放速率之和呈负相关,且斜率基本一致(图 7c),表明小分子单糖输入对 CBH 活性和温室气体排放速率的协同效应影响较小。葡萄糖的添加显著提升了 PO 活性和 CAT 活性,且饱和含水处理中 PO 活性高于非饱和含水处理(图 6h);通入葡萄糖处理中 PO 活性与 CH₄ 和 CO₂ 排放速率之和的相关性斜率高于对照处理(图 7d);上述结果均表明小分子碳源和氧化还原状态可通过影响酶活性,进而改变温室气体排放速率,且酚氧化酶活性与 CH₄ 和 CO₂ 排放速率之和正相关(图 6, 图 8)。



注:图 a~图 d 为 CH₄+CO₂ 排放速率与土壤理化性质及酶活性的相关分析。图中直线为线性回归拟合线。皮尔逊相关系数 (r) 量化了线性关系的强度与方向, P 值用于检验该关系的统计显著性。图 e~图 f 为 CH₄、CO₂ 排放速率与土壤理化性质及酶活性的相关性热图, 其中*表示 $P \leq 0.05$ 、**表示 $P \leq 0.01$ 、***表示 $P \leq 0.001$ 。Note: Fig. a–Fig. d show the correlation analysis between CH₄+CO₂ emission rates and soil physicochemical properties as well as enzyme activities. The lines in the figures represent the linear regression fits. The Pearson correlation coefficient (r) quantifies the strength and direction of the linear relationship, and the P -value is used to test the statistical significance of the relationship. Fig. e–Fig. f are heatmaps illustrating the correlations between CH₄ and CO₂ emission rates with soil physicochemical properties and enzyme activities, where * indicates $P \leq 0.05$, ** indicates $P \leq 0.01$, and *** indicates $P \leq 0.001$.

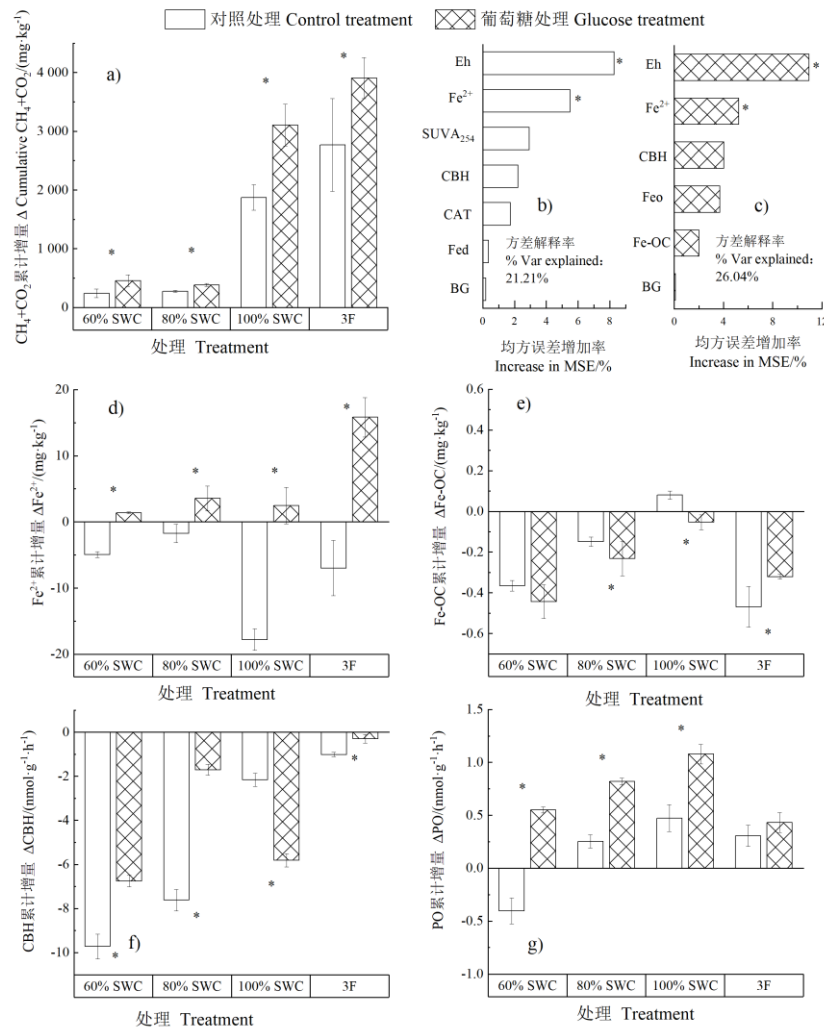
图 7 CH₄、CO₂ 排放速率与 Eh (a)、Fe²⁺ (b)、CBH (c) 和 PO (d) 的相关分析, 及未添加葡萄糖处理 (e) 和添加葡萄糖处理 (f) 的相关性热图

Fig. 7 Correlation analysis of CH₄ and CO₂ emission rates with Eh(a), Fe²⁺ (b), CBH(c), and PO (d), and correlation heatmaps for the treatment without (e) and with(f) glucose addition

3.2 “铁门”及“酶门”作用对有机碳矿化的影响

通常认为铁(氢)氧化物作为高效的“铁锈汇”,能促进根系分泌物向土壤有机碳的稳定转化。但在稻田特殊的水分管理模式,水稻根际频繁的氧化-还原波动引起的铁相转变会显著影响稻田土壤,特别是根区有机碳的生物有效性和矿化过程^[31-32]。对比培养前后各处理的 CH₄ 和 CO₂ 累计矿化量,发现饱和含水处理的温室气体排放总量远高于非饱和含水处理(图 8a),且土壤 Eh 和亚铁作为调控 CH₄ 和 CO₂ 矿化过程的主要环境因子,贡献占比最高可达 16.2% (图 7, 图 8a~图 8c)。这均说明“铁门”效应存在,即土壤含水量上升,使得根区还原状态加强,促进了亚铁还原和 OC 释放(图 7a, 图 7b),刺激了微生物对碳源的周转代谢过程,使得有机碳矿化总量增加。相较于纯水对照,外源葡萄糖输入进一步促进了有机碳矿化(图 8a),其中的矿化增量主要来源于土壤本底碳的激发效应,且饱和含水条件下的激发效应大于非饱和含水条件(图 3f),这可能与葡萄糖作为电子供体促进了铁还原过程和二氧化碳排放有关^[33]。结合图 8d 中葡萄糖处理培养前后的 ΔFe^{2+} 和 $\Delta \text{Fe-OC}$ 变化量,进一步表明淹水还原条件下外源碳输入时,“铁门”效应最为明显。

“酶门”机制也可影响土壤有机碳的矿化过程。由图 6 和图 8f、图 8g 可知,CBH 水解酶和酚氧化酶活性随土壤氧化还原电位降低呈相反的变化趋势,其中酚氧化酶活性总体上随 Eh 降低而升高,CBH 酶则呈降低趋势;葡萄糖输入显著提高了酚氧化酶活性和 CAT 酶活性。由于氧化酶活性增加可加速酚类等高芳香度碳源的分解,缓解其对外源碳的毒性,增加水解酶的碳分解速率^[34-35],饱和含水且外源碳输入处理中,较高的氧化酶活性可在一定程度上促进有机碳的矿化,这也与该处理下温室气体的高排放量(图 3)一致。图 7d 中显示酚氧化酶活性与 CH₄+CO₂ 的排放速率呈正相关关系,且葡萄糖输入处理中酚氧化酶活性增量高于对照处理,这些均表明“酶门”机制存在,并在外源碳输入条件下作用效应更大。需指出的是,“铁门”和“酶门”作用并非单一存在,如缺氧条件下 Fe²⁺ 的升高也可刺激土壤氧化酶活性,使得有机碳矿化速率出现明显提升^[34],不同环境条件下两者可协同调控 SOC 的矿化分解过程,并最终影响土壤碳的持久性。不同水分管理模式下的农田土壤碳库稳定和归趋问题亟待更深入研究。



注：图 b 和 c 中*表示基于置换检验的 $P \leq 0.05$ 的统计显著性水平；特征重要性通过均方误差增加率(%IncMSE)衡量。其余图中*表示对照和葡萄糖处理差异显著($P \leq 0.05$)。Note: In Fig. b and Fig.c, the asterisk * indicates statistical significance at $P \leq 0.05$ based on permutation tests; feature importance is measured by the percentage increase in mean squared error (%IncMSE). In other figures, the asterisk * indicates a significant difference ($P \leq 0.05$) between the control and glucose treatment groups.

图 8 培养前后有机碳累计矿化量 (a)、Fe²⁺ (d)、Fe-OC (e)、CBH (f) 和 PO (g) 的变化值及 CH₄+CO₂ 排放速率的随机森林模型分析 (b 和 c)

Fig. 8 Changes in Δ Cumulative CO₂+CH₄(a), Fe²⁺(d), Fe-OC(e), CBH activity (f), and PO activity(g) before and after incubation, and CH₄ + CO₂ emission rate random forest model analysis (b and c)

4 结论

不同氧化还原梯度(Eh)和模拟根系分泌物输入均对水稻土有机碳矿化过程影响显著。随着土壤 Eh 降低, CH₄ 和 CO₂ 的累积排放总量整体呈上升趋势。外源碳的输入促进了 CH₄ 和 CO₂ 的排放, 且排放增量主要来源于土壤本底碳的激发效应, 饱和含水条件下 CH₄ 的排放增量显著高于 CO₂, 非饱和含水条件下则主要刺激了 CO₂ 排放。土壤 Eh 降低和葡萄糖输入均促进了亚铁还原过程, 且 Fe-OC 含量在培养前后均有不同程度的降低, 两者均与温室

气体排放显著相关。CBH 和 PO 活性则随 Eh 梯度呈相反的变化趋势,且分别与 CH₄ 和 CO₂ 的排放速率之和呈负相关、正相关关系;葡萄糖输入可显著提高 PO 活性活性和 CAT 氧化酶活性。随机森林模拟表明 Eh、Fe²⁺是影响温室气体排放的主控因子,“铁门”和“酶门”机制协同调控了有机碳的矿化分解过程。

参考文献 (References)

- [1] Amelung W, Bossio D, de Vries W, et al. Towards a global-scale soil climate mitigation strategy[J]. *Nature Communications*, 2020, 11: 5427.
- [2] Zhao Y C, Wang M Y, Hu S J, et al. Economics- and policy-driven organic carbon input enhancement dominates soil organic carbon accumulation in Chinese croplands[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(16): 4045-4050.
- [3] Liu Q, Li Y H, Li Z, et al. Characteristics of paddy soil organic carbon mineralization and influencing factors under different water conditions and microbial biomass levels[J]. *Environmental Science*, 2021, 42(5): 2440-2448.[刘琪, 李宇虹, 李哲, 等. 不同水分条件和微生物生物量水平下水稻土有机碳矿化及其影响因子特征[J]. *环境科学*, 2021, 42(5): 2440-2448.]
- [4] Boye K, Noël V, Tfaily M M, et al. Thermodynamically controlled preservation of organic carbon in floodplains[J]. *Nature Geoscience*, 2017, 10(6): 415-419.
- [5] Freeman C, Ostle N, Kang H. An enzymic ‘latch’ on a global carbon store[J]. *Nature*, 2001, 409(6817): 149.
- [6] Chen C M, Hall S J, Coward E, et al. Iron-mediated organic matter decomposition in humid soils can counteract protection[J]. *Nature Communications*, 2020, 11: 2255.
- [7] Liu T, Wang X, Wang S M, et al. Iron-driven fast decomposition of soil carbon under periodic *Anoxia*[J]. *Global Change Biology*, 2025, 31(4): e70184.
- [8] Ma W M, Tang S H, Dengzeng Z M, et al. Root exudates contribute to belowground ecosystem hotspots: A review[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: 937940.
- [9] Kleber M, Bourg I C, Coward E K, et al. Dynamic interactions at the mineral–organic matter interface[J]. *Nature Reviews Earth & Environment*, 2021, 2(6): 402-421.
- [10] Jeewani P H, Gunina A, Tao L, et al. Rusty sink of rhizodeposits and associated keystone microbiomes[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 147: 107840.
- [11] Lalonde K, Mucci A, Ouellet A, et al. Preservation of organic matter in sediments promoted by iron[J]. *Nature*, 2012, 483(7388): 198-200.
- [12] Tan M X, Liu S C, Chen N, et al. Hydroxyl radicals induced mineralization of organic carbon during oxygenation of ferrous mineral-organic matter associations: Adsorption versus coprecipitation[J]. *Science of the Total Environment*, 2022, 816: 151667.
- [13] Liang C, Schimel J P, Jastrow J D. The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage[J]. *Nature Microbiology*, 2017, 2(8): 17105.
- [14] Wang Y Y, Wang H, He J S, et al. Iron-mediated soil carbon response to water-table decline in an alpine wetland[J]. *Nature Communications*, 2017, 8: 15972.
- [15] Wang H J, Richardson C J, Ho M. Dual controls on carbon loss during drought in peatlands[J]. *Nature Climate Change*, 2015, 5(6): 584-587.
- [16] Jiang Z H, Liu Y Z, Lin J D, et al. Conversion from double-rice to maize-rice increases iron-bound organic carbon by “iron gate” and “enzyme latch” mechanisms[J]. *Soil and Tillage Research*, 2021, 211: 105014.
- [17] Li Y H, Shahbaz M, Zhu Z K, et al. Oxygen availability determines key regulators in soil organic carbon mineralisation in paddy soils[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2021, 153: 108106.
- [18] Yu P, Zhang Y L, Wang C X, et al. Distribution of photosynthetic carbon in rice-soil system relative to rice growth stage[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2017, 54(5): 1218-1229.[于鹏, 张玉玲, 王春新, 等. 不同生育期光合碳在水稻-土壤系统中的分配[J]. *土壤学报*, 2017, 54(5): 1218-1229.]
- [19] Chen S, Zhu Z K, Yuan H Z, et al. Dynamics of rice photosynthesized carbon input and its response to nitrogen fertilization at the

- jointing stage:¹³C-CO₂ pulse-labeling[J]. Environmental Science, 2018, 39(1): 331-338.[陈珊, 祝贞科, 袁红朝, 等. 拔节期水稻光合碳输入的动态变化及其对施氮的响应:¹³C-CO₂脉冲标记[J]. 环境科学, 2018, 39(1): 331-338.]
- [20] Tian Q X, Yang X L, Wang X G, et al. Microbial community mediated response of organic carbon mineralization to labile carbon and nitrogen addition in topsoil and subsoil[J]. Biogeochemistry, 2016, 128(1/2): 125-139.
- [21] Weishaar J L, Aiken G R, Bergamaschi B A, et al. Evaluation of specific ultraviolet absorbance as an indicator of the chemical composition and reactivity of dissolved organic carbon[J]. Environmental Science & Technology, 2003, 37(20): 4702-4708.
- [22] Marx M C, Wood M, Jarvis S C. A microplate fluorimetric assay for the study of enzyme diversity in soils[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2001, 33(12/13): 1633-1640.
- [23] Saiya-Cork K R, Sinsabaugh R L, Zak D R. The effects of long term nitrogen deposition on extracellular enzyme activity in an *Acer Saccharum* forest soil[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2002, 34(9): 1309-1315.
- [24] Schulz K, Notini L, Grigg A R C, et al. Contact with soil impacts ferrihydrite and lepidocrocite transformations during redox cycling in a paddy soil[J]. Environmental Science: Processes & Impacts, 2023, 25(12): 1945-1961.
- [25] Lavallee J M, Soong J L, Cotrufo M F. Conceptualizing soil organic matter into particulate and mineral-associated forms to address global change in the 21st century[J]. Global Change Biology, 2020, 26(1): 261-273.
- [26] Liu Q, Li Y H, Liu S L, et al. Anaerobic primed CO₂ and CH₄ in paddy soil are driven by Fe reduction and stimulated by biochar[J]. Science of the Total Environment, 2022, 808: 151911.
- [27] Yin X L, Peñuelas J, Sardans J, et al. Effects of nitrogen-enriched biochar on rice growth and yield, iron dynamics, and soil carbon storage and emissions: A tool to improve sustainable rice cultivation[J]. Environmental Pollution, 2021, 287: 117565.
- [28] Kuzyakov Y. Priming effects: Interactions between living and dead organic matter[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2010, 42(9): 1363-1371.
- [29] Chowdhury S, Farrell M, Bolan N. Priming of soil organic carbon by malic acid addition is differentially affected by nutrient availability[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2014, 77: 158-169.
- [30] Wang J F, Tong Y Y, Zhu Z K, et al. Transformation and distribution of soil organic carbon and the microbial characteristics in response to different exogenous carbon input levels in paddy soil[J]. Environmental Science, 2019, 40(2): 970-977.[王季斐, 童瑶瑶, 祝贞科, 等. 不同水平外源碳在稻田土壤中转化与分配的微生物响应特征[J]. 环境科学, 2019, 40(2): 970-977.]
- [31] Zhao W T, Wang Y F, Liu Z, et al. Soil iron speciation transformation and *in-situ* monitoring of element bioavailability during the flooding-drainage in polluted paddy soils[J]. Acta Pedologica Sinica, 2025, 62(1):141-152. [赵万通, 王雨枫, 刘哲, 等. 污染水稻土淹水-落干过程土壤铁形态转化及元素生物有效性的原位监测[J]. 土壤学报, 2025, 62(1): 141-152.]
- [32] Chen N, Fu Q L, Wu T L, et al. Active iron phases regulate the abiotic transformation of organic carbon during redox fluctuation cycles of paddy soil[J]. Environmental Science & Technology, 2021, 55(20): 14281-14293.
- [33] Wang H B, Liu X P, Shu Y C, et al. Molecular composition of exogenous dissolved organic matter regulates dissimilatory iron reduction and carbon emissions in paddy soil[J]. Environmental Science & Technology, 2025, 59(25): 12679-12691.
- [34] Van Bodegom P M, Broekman R, Van Dijk J, et al. Ferrous iron stimulates phenol oxidase activity and organic matter decomposition in waterlogged wetlands[J]. Biogeochemistry, 2005, 76(1): 69-83.
- [35] Li H, Bölscher T, Winnick M, et al. Simple plant and microbial exudates destabilize mineral-associated organic matter *via* multiple pathways[J]. Environmental Science & Technology, 2021, 55(5): 3389-3398.

(责任编辑: 陈荣府)